Zur Systematik und Biologie der Pteropoden.

Von

Dr. J. E. V. Boas
in Kopenhagen.

(Hierzu Tafel VIII).

1. Ueber das Verhältniss der Thecosomen und Gymnosomen zu einander und zu anderen Mollusken.

Die Errichtung der Abtheilung *Pteropoda* verdankt man bekanntlich Cuvier, welcher in dieser Gruppe eine Haupt-Abtheilung der Mollusken, den Cephalopoden, Gastropoden etc. gleichwerthig, erblickte. Aber schon Cuvier musste erkennen, dass die Uebereinstimmung des Baues der Pteropoden und Gastropoden eine sehr grosse war, und Blainville hat bald die Consequenz hiervon gezogen, indem er die Pteropoden den Gastropoden unterordnete, ohne jedoch zunächst für seine Auffassung Anhänger gewinnen zu können. Die Frage wurde später von Souleyet in seiner classischen Bearbeitung der Pteropoden im Reisewerke der „Bonite“ [1]) wieder aufgenommen. Dieser wies darin mit grosser Klarheit und hinlänglicher Ausführlichkeit nach, dass die Pteropoden echte Gastropoden sind, welche sich durch gewisse Eigenthümlichkeiten auszeichnen, die eine Folge der pelagischen Lebensweise sind. Wenn die Erkenntniss hiervon noch kaum allgemein durchgedrungen ist, so ist dies gewiss nur dem Umstande zuzuschreiben, dass die Arbeit Souleyets — obgleich dieselbe ohne Frage als die wichtigste,

1) Voyage autour du monde sur la corvette la Bonite. Zoologie par Eydoux et Souleyet. Tome 2 par Souleyet, 1852, p. 37—288, pl. 4—15 bis. Die oben berührte Frage wird p. 88—99 discutirt.

welche je über Pteropoden geschrieben ist, betrachtet werden muss, — sehr wenig benutzt worden ist; denn die systematische Stellung der Pteropoden kann, was diesen Hauptpunkt betrifft, für denjenigen nicht mehr zweifelhaft sein, welcher mit einiger Sorgfalt die Darstellung Souleyets studirt hat, auf welche ich deshalb verweise. Von den Gastropoden sind es weiter die Opisthobranchier, mit welchen sie am nächsten verwandt sind; sie stimmen mit diesen in dem sehr wichtigen Charakter überein, dass sie euthyneur [1]) sind; sie sind ferner Hermaphroditen, und zwar ist der Geschlechtsapparat (vergl. unten) nach einem Plane gebaut, den wir nur innerhalb der Abtheilung der Opisthobranchier wiederfinden; weniger Gewicht lege ich darauf, dass das Atrium bei den meisten Pteropoden (nicht bei allen) hinter dem Ventrikel seinen Platz hat, ebenso wie bei den meisten Opisthobranchiern. Dass einige Pteropoden (die Limaciniden) mit einem Operculum versehen sind, kann nicht als Zeichen einer Verwandtschaft mit den Prosobranchiern angeführt werden; denn es giebt ja auch, wenn auch nur wenige, Opisthobranchier, welche ein Operculum besitzen *(Tornatella)*.

Bekanntlich werden die Pteropoden von neueren Verfassern allgemein in zwei Hauptgruppen, die Thecosomen und die Gymnosomen, getheilt; zu jener gehören die Limaciniden, Hyalaeiden und Cymbuliiden, zu dieser die Clioniden *(Clione, Pneumodermon*, etc.). Vergleicht man die beiden Gruppen mit einander, so zeigt es sich bald, dass sie in hohem Grade verschieden sind. Bei allen Gymnosomen fehlt eine Mantelhöhle, während alle Thecosomen eine solche besitzen; die Thecosomen haben eine schwache Radula

1) Bekanntlich hat Spengel in seiner für die Systematik und Morphologie der Gastropoden so bedeutungsvollen Arbeit „Die Geruchsorgane u. d. Nervensystem d. Mollusken“ (in: Zeitschr. f. wiss. Zool. 35. Bd. p. 333) dargelegt, dass die Visceralcommissur bei den Prosobranchiern eine 8-Figur bildet, indem die Commissur, wenn wir von dem Ende derselben ausgehen, welche von dem linken Pleuralganglion entspringt, nach rechts (und hinten) unterhalb des Darmes läuft, um dann sich nach der Oberseite desselben zu wenden, nach links zu laufen, dann wieder nach rechts (und vorn), um schliesslich im rechten Pleuralganglion zu enden; die Commissur kreuzt sich somit während ihres Verlaufs: die Prosobranchier sind streptoneur. Bei den Opisthobranchiern findet dagegen eine solche Kreuzung nicht statt; bei diesen bildet die Visceralcommissur einen einfachen längeren oder kürzeren Bogen, welcher unterhalb des Darmcanales liegt: sie sind euthyneur.

mit den Zähnen in drei Längenreihen, einen mit starken Platten und einer kräftigen Musculatur versehenen Kaumagen, und eine vom Darmcanal ganz gesonderte Leber, — während die Gymnosomen eine kräftige Radula, gewöhnlich mit vielen Längenreihen von Zähnen ausgestattet, besitzen, keine Spur eines Kaumagens haben, und mit einer Leber versehen sind, welche in innigster Weise mit dem betreffenden Abschnitt des Darmcanales („Magen") verbunden ist. Auch das Nervensystem ist bei den beiden Abtheilungen sehr verschieden; bei den Thecosomen sind die Cerebralganglien z. B. immer durch eine lange Commissur mit einander verbunden, während dieselben bei den Gymnosomen einander eng angelagert sind etc. Es bleiben schliesslich nur solche Aehnlichkeiten übrig wie die des Genitalsystemes, welche allerdings gross sind, sich jedoch ganz ebenso bei gewissen Opisthobranchiern wiederfinden, — und die Flossen.

Ein Vergleich der „Flossen" der Thecosomen und Gymnosomen zeigt jedoch unschwer, dass die Aehnlichkeit derselben eine sehr geringe ist. Bei den Thecosomen sind die Flossen einfach Theile des Fusses: es ist die vordere, sehr breite und besonders musculöse Partie desselben, welche man als „Flossen" bezeichnet. Die Flossen der Thecosomen sind somit integrirende Theile des Fusses und erscheinen, wie Fol[1]) nachgewiesen hat, als solche von ihrer ersten Anlage an. Ganz anders bei den Gymnosomen. Bei diesen stehen die Flossen in keinerlei Verbindung mit dem Fuss, sondern sind von diesem gänzlich unabhängige Organe, welche von der ersten Anlage an, wie eigene und Anderer Beobachtungen lehren, vom Fuss gesondert sind. Demnach muss es gewiss in hohem Grade zweifelhaft erscheinen, ob die Flossen der Gymnosomen überhaupt denjenigen Theilen homolog sind, welche bei den Thecosomen mit demselben Namen bezeichnet werden[2]). Und dieser Zweifel wird noch durch den Umstand bestärkt, dass die Flossen der Gymnosomen auch in anderen Hinsichten keine näheren Vergleichspunkte mit denjenigen der Thecosomen darbieten (die Lage der Mundöffnung zu den Flossen ist eine andere etc.).

---

1) Etudes s. l. développem. d. Mollusques. Prem. Mém. Sur le dével. d. Ptérop. in: Archiv. Zool. expér. et gén. T. 4, 1875.

2) Es ist übrigens hier hervorzuheben, dass es schon von Souleyet (Bonite p. 94) ausgesprochen wurde, dass die Flossen der nackten Pteropoden accessorische Locomotionsorgane seien, ohne dass jedoch die weiteren Consequenzen hiervon gezogen wurden.

Mit der Homologie der Flossen bricht aber das letzte Band, welches die beiden Gruppen enger mit einander verknüpfen könnte. Die Consequenz hiervon ist nun, dass die Abtheilung Pteropoda in zwei von einander unabhängige aufzulösen ist. Die beiden Gruppen stehen aber den Opisthobranchiern so nahe, dass es angemessen erscheint, dieselben in die Gastropoden-Ordnung als zwei besondere Unterordnungen oder Tribus einzufügen, von welchen die eine, die der Thecosomen, drei Familien, die andere nur eine umfasst. Da die Namen Thecosomata und Gymnosomata jedoch ungemein unpassend erscheinen, wenn die genannten Gruppen Glieder der Opisthobranchier-Ordnung sind, erlaube ich mir vorzuschlagen, jene künftig mit dem Namen Eupteropoda, diese mit dem Namen Pterota zu bezeichnen. In der vorliegenden Abhandlung werden wir uns jedoch noch der älteren Namen bedienen.

Was die Stellung betrifft, welche die erstere unserer Gruppen, die Thecosomen, in systematischer Beziehung unter den Opisthobranchiern einnimmt, so ist dieselbe sehr klar. Es sind ganz offenbar die Tectibranchier und besonders diejenigen Formen, die sich um die Gattung *Bulla*[1]) gruppiren, welche als ihre nächsten Verwandten in Anspruch genommen werden müssen.

Besonders charakteristisch ist in dieser Hinsicht das Verhältniss der Geschlechtsorgane, namentlich des Penis. Bei den meisten Opistobranchiern spaltet sich der gemeinschaftliche Ausführungsgang der hermaphroditischen Geschlechtsdrüse in zwei Gänge, einen Eileiter und einen Samenleiter, welcher letzterer den Penis durchsetzt. Bei den Tectibranchiern (mit Ausnahme der Pleurobranchiden) ist das Verhältniss dagegen ein anderes; hier ist der Ausführungsgang der Geschlechtsdrüse einfach, ungespalten, und mündet an der Oberfläche des Körpers mit einer einfachen Oeffnung; der Penis ist undurchbohrt und steht in keiner inneren Verbindung mit den übrigen Geschlechtsorganen; es ist ein ausstülpbarer Sack, welcher seinen Platz vorne hat, weit von der Geschlechtsöffnung entfernt, mit welcher er jedoch durch eine Rinne auf der Seite des Thieres verbunden ist. Genau dasselbe finden wir bei den Thecosomen: auch hier ist die Geschlechts-

1) Die Familien Tornatellidae und Bullidae bei WOODWARD, mit Ausschluss der abweichenderen Formen *Doridium* und *Gastropteron*.

öffnung einfach, der Penis ein ausstülpbarer Sack, welcher weit vorne angebracht ist und nur mittels einer Rinne, welche rechts oberhalb des Fusses verläuft, mit der weiter hinten befindlichen Geschlechtsöffnung verbunden ist.

Auch die Verhältnisse der Verdauungsorgane sind recht bezeichnend. Die Thecosomen besitzen alle einen musculösen Kaumagen, welcher mit vier grossen chitinösen Platten versehen ist, die in einem Kreise der inneren Seite des Magens aufsitzen; ausserdem sind noch einige kleinere Platten vorhanden. Auch bei einem grossen Theil der Tectibranchier ist ein ähnlicher musculöser Kaumagen vorhanden, welcher innen mit einer verschiedenen Anzahl von hornartigen Dornen oder Platten [1]) besetzt ist, die bei den Bulliden [2]) *(Bulla, Philine, Scaphander)* nach Zahl, Grösse und Anordnung lebhaft an die Verhältnisse der Thecosomen erinnern: bei den genannten Formen finden wir drei grosse Platten in einem Kreis und ausserdem noch einige kleinere. — Es mag hier auch im Vorübergehen daran erinnert werden, dass die Leber sowohl bei den Thecosomen wie bei den Bulliden ein ziemlich compactes Organ ist, welches vom Darmcanal gänzlich gesondert hinter dem Kaumagen mit einer oder ein paar Oeffnungen in den Darm mündet.

Von geringerer Bedeutung, aber doch nicht ohne Interesse für die vorliegende Frage ist das Verhältniss des Nervensystems. Die Thecosomen zeichnen sich bekanntlich dadurch aus, dass die Cerebralganglien durch eine sehr lange Commissur verbunden sind, während übrigens alle Commissuren und Connective bei ihnen sehr verkürzt sind, so dass die grossen Ganglien sämmtlich eng an einander gelagert sind. Es ist nun interessant zu finden, dass von allen Opistobranchiern, deren Nervensystem beschrieben ist, es eben die Bulliden sind, welche in diesen Punkten jenen am ähnlichsten sind. Auch bei ihnen ist die Cerebralcommissur gewöhnlich von bedeutender Länge, während die Connective zwischen dem jederseitigen Cerebral-, Pedal- und Pleuralganglien stark verkürzt sind; sie unterscheiden sich dagegen dadurch, dass die Pedal- und Visceralcommissur eine ansehnliche Länge besitzen.

---

1) Eine einigermaassen ähnliche Einrichtung findet sich noch ausserdem bei gewissen Tritoniaden, sonst aber, so viel ich weiss, bei keinem anderen Opisthobranchier.

2) Die oben gemachten Angaben über den Bau der Bulliden sind der Monographie von Vayssière (Annales Sc. Nat., Zool., 6. Ser. T. 9) entnommen.

Endlich muss auch das Vorhandensein einer Schale bei den meisten Thecosomen, und zwar einer wohlentwickelten Schale, in welche das Thier sich vollständig zurückziehen kann, als ein Anzeichen angeführt werden, dass es die Tectibranchier und besonders die Bulliden sind, an welche die Thecosomen sich anschliessen. Auch das Vorhandensein eines Operculums bei den Limaciniden weist entschieden nach derselben Richtung hin, indem ein solches innerhalb der Opisthobranchier nur bei der den Bulliden (in erweitertem Sinne) angehörigen Gattung *Tornatella* vorkommt.

Wenn wir auf die hervorgehobenen Momente zurückblicken, können dieselben in Kürze folgendermaassen resumirt werden: Das Vorhandensein einer Schale, eines Kaumagens, eines ungespaltenen Geschlechtsgangs und eines undurchbohrten Penis, welcher durch eine Hautrinne mit der Geschlechtsöffnung verbunden ist, beweisen, dass die nächsten Verwandten der Thecosomen unter den Tectibranchiern zu suchen sind; — die specielleren Verhältnisse des Kaumagens, das Nervensystem, das Vorhandensein einer wohlentwickelten Schale und eines Operculums bei den Limacinen weisen darauf hin, dass es die Bulliden (incl. Tornatelliden) sind, denen sie sich am engsten anschliessen. Es ist nach alle dem deutlich, dass die Thecosomen von Tectibranchiern, welche den jetzt lebenden Bulliden nahe verwandt sind, phylogenetisch abzuleiten sind.

Die nächsten Verwandten der Gymnosomen sind ebenfalls unter den Tectibranchiern zu suchen, was namentlich deutlich aus einer Betrachtung des Genitalapparates ersichtlich ist, welcher sich ganz genau demjenigen der Thecosomen und Tectibranchier anreiht (vergl. oben), während er von demjenigen anderer Opisthobranchier sehr abweicht. Auf anderen Punkten des Baues der Gymnosomen finden wir zwar keine ähnlich enge und charakteristische Uebereinstimmung, andererseits aber auch nichts, was dieser Ansicht widerspricht oder deren Richtigkeit unwahrscheinlich macht. Von Charakteren, welche für dieselbe sprechen, können wir das Vorhandensein einer Kieme auf der rechten Seite bei mehreren Gymnosomen-Gattungen (*Pneumodermon, Spongiobranchaea, Dexiobranchaea*) und den Bau der Radula (meistens mit vielen Zähnen in jedem Gliede) anführen. Welchen Tectibranchiern sich unsere Gruppe am nächsten anschliesst, kann ich vor der Hand nicht übersehen; sie schliesst sich jedenfalls keineswegs derartig eng an irgend ein mir bekanntes Mitglied der Tectibranchier-

Abtheilung an wie die Thecosomen an die Bulliden. Die Zwischenglieder zwischen unseren hochdifferenzirten, mit vielen eigenartigen Werkzeugen ausgestatteten pelagischen Räubern und den Tectibranchiern sind somit ausgefallen oder unbekannt; dass wir jedoch eben in diesen den Ausgangspunkt der Gruppe zu suchen haben, ist trotzdem zweifellos.

Nach dem, was ich oben von dem Verhältniss der beiden Pteropoden-Abtheilungen zu den Opisthobranchiern angeführt habe, brauche ich kaum ausdrücklich hervorzuheben, dass ich kein Anhänger der Meinung bin, dass eine nähere Verwandtschaft zwischen den Pteropoden und den Cephalopoden bestehe, vielmehr der Anschauung bin, dass die Verwandtschaft unserer Gruppen mit den Cephalopoden keine grössere ist als zwischen irgend einem anderen Gastropoden-Tribus und der genannten Classe, das heisst, eine ganz entfernte. Da die entgegengesetzte Meinung jedoch noch immer zahlreiche Anhänger hat, glaube ich, dass es nicht ganz unpassend sein wird, die Frage etwas näher zu betrachten.

Der Gedanke einer Verwandtschaft zwischen Pteropoden und Cephalopoden ist alten Datums; er hat z. B. schon bei Cuvier einen Ausdruck gefunden in dem Platz, den er seiner Pteropoden-Classe zuwiess: nach den Cephalopoden und vor den Gastropoden. Von neueren Forschern, welche denselben Gedanken festgehalten und näher entwickelt haben, können Gegenbaur und v. Jhering genannt werden. Sehr bestimmt hat jener ausgezeichnete Gelehrte sich in dieser Richtung in der 1. Ausgabe der „Grundzüge d. vergl. Anat.“ (1859) p. 289 ausgesprochen; mehr reservirt in der 2. Ausgabe desselben Werkes (1870) p. 473 [1]) (ähnlich in der 1. Ausg. des „Grundrisses“, dessen 2. Ausgabe mir nicht zugänglich ist). Während somit Gegenbaur etwas von seiner ursprünglichen Anschauung abgekommen war, sprach sich v. Jhering in seiner „Vergl. Anat. d. Nervensystems und Phylogenie d. Mollusken“ (1876) p. 272 ff. mit grosser Energie für dieselbe

1) Hier wird von den Cephalopoden Folgendes gesagt: „Am meisten noch finden sich in der allgemeinen Organisation Anklänge an die Pteropoden. Die seitliche Differenzirung des Fusses, wie auch die Lagerung der Kiemenhöhle können als solche Uebereinstimmungen hervorgehoben werden. Immerhin muss aber diese Verwandtschaft als eine sehr ferne betrachtet werden.“

Auffassung aus, ohne übrigens wesentlich neue Momente vorzuführen. Es sind besonders die ventrale Mantelhöhle der Hyalaeiden und die mit Saugnäpfen versehen Arme (resp. die „Kopfkegel") der Clioniden, in welchen man Annäherungen an die Cephalopoden zu sehen geglaubt hat. Hierzu kommen ferner solche Punkte, wie die von v. Jhering hervorgehobene vermeintlich so grosse Aehnlichkeit zwischen dem Fuss der Clioniden und dem Trichter der Cephalopoden etc., denen doch wohl jedenfalls nur eine sehr untergeordnete Bedeutung zugeschrieben werden kann.

Bei der Untersuchung des Werthes der genannten Auffassung muss nun erstens daran erinnert werden, dass es, wie oben hervorgehoben, keineswegs dargethan ist, dass die beiden Pteropoden-Gruppen, die Thecosomen und Gymnosomen, eine natürliche Abtheilung bilden, sondern dass sie vielmehr in der That wahrscheinlich nichts mit einander zu thun haben. Unter diesen Umständen ist es natürlich ganz unzulässig, ein Pteropoden-Schema wie das von v. Jhering l. c. construirte, welches mit der ventralen Mantelhöhle der Hyalaeiden und dem Fuss und den „Cephaloconi" von Clione ausgestattet ist, mit einem Cephalopoden zu vergleichen und danach seine Schlüsse zu ziehen[1]). Es ist vielmehr nothwendig, die beiden Gruppen — Thecosomen und Gymnosomen — jede für sich mit den Cephalopoden zu vergleichen. Es zeigt sich dabei, was erstere Abtheilung betrifft, dass in der That kein anderer möglicher Vergleichspunkt mit den Cephalopoden vorhanden ist als die Mantelhöhle, welche bei den meisten Thecosomen ebenso wie bei den Cephalopoden ventral ist. Wenn wir uns jedoch einerseits der gewiss sehr isolirten Stellung erinnern, welche die Cephalopoden unter den Mollusken einnehmen, und besonders die tiefe Kluft, welcher sie auf fast jedem Punkt der Organisation von den Gastropoden sondert[2]), in Rechnung ziehen, und andererseits festhalten, dass die Thecosomen verhältnissmässig gering modificirte Opisthobranchier sind, so ist es ohne weiteres klar, dass man nicht von einer solchen alleinstehenden Aehnlichkeit dafür argumentiren kann, dass die beiden Abtheilungen näher mit einander verwandt seien. Wir brauchen dann

1) Es fällt mir begreiflicherweise dabei nicht ein, v. Jhering vorzuwerfen, dass er im Jahre 1876, als noch Keiner sich gegen die Zusammengehörigkeit der Thecosomen und Gymnosomen ausgesprochen hatte, dieses Schema entworfen hat.

2) Die Gastropoden sind hier immer s. str. zu verstehen mit Ausschluss von Chitonen etc.

gar nicht näher darauf einzugehen, zu welch sonderbaren Consequenzen für den ganzen Mollusken-Stammbaum die Annahme einer wirklichen näheren Verwandtschaft zwischen den Thecosomen, einem Seitenzweig der Opisthobranchier, und den wesentlich symmetrisch gebauten Cephalopoden führen würde; es ist, wie gesagt, nicht nothwendig, der Gedanke einer solchen Verwandtschaft wäre einfach als ungenügend motivirt abzuweisen. — Eine ganz ähnliche Betrachtung macht sich für die Gymnosomen geltend. In einem einzelnen Punkt: den mit Saugnäpfen ausgestatteten Armen, bieten die Gymnosomen eine übrigens weder sehr überraschende [1]) noch besonders prägnante Analogie zu dem, was wir bei den Cephalopoden finden, dar; in ihrem Baue sind sie übrigens unverkennbar Opisthobranchier.

Wir sind somit nothwendig zu dem Resultat gekommen, dass die Aehnlichkeiten mit den Cephalopoden, welche verschiedene Pteropoden darbieten, als einfache Analogieen aufzufassen sind. Dieses Resultat ist übrigens keineswegs neu. Schon im Jahre 1852 hat Souleyet sich in der „Bonite“ (p. 96) ganz in demselben Sinne ausgesprochen. Nachdem er die von mehreren Verfassern ausgesprochene Anschauung von einer Verwandtschaft zwischen Pteropoden und Cephalopoden erwähnt und die Aehnlichkeiten zwischen denselben angeführt hat, fährt er fort: „Mais il est facile de reconnaître, par un examen plus approfondi, que toutes ces ressemblances sont plutôt apparentes que réelles, et que des differences extrêmement tranchées dans toutes les parties essentielles de l'organisation, dans le système nerveux, dans les organes de sens, dans les appareils de la digestion, de la circulation et de la génération, etc., séparent profondément les Ptéropodes des Céphalopodes. Ainsi le rapprochement de ces Mollusques ne nous semblent justifié en aucune matière“ . . . . Wenn ich mich trotzdem in dieser Sache ausgesprochen habe, so ist es geschehen, weil die Worte Souleyets nicht genügend beachtet worden sind; die entgegengesetzte Anschauung hat zu tiefe Wurzel geschlagen. Uebrigens ist hervorzuheben, dass in der letzten Zeit die richtige Auffassung im Begriff ist, sich Bahn zu brechen. v. Jhering hat später (1880) in einem Artikel über die Verwandtschaftsbeziehungen der Cephalopoden [2]) erklärt, dass

1) Wenn wir uns erinnern, dass die Clioniden ebenso wie die meisten Cephalopoden gefrässige Raubthiere sind, welche grosse Beute angreifen, wird eine ähnliche Ausstattung der Mundöffnung sehr begreiflich.

2) Zeitschr. f. wiss. Zool. 35. Bd. p. 4.

er seinen früheren Standpunkt verlassen hat; gleichzeitig hat SPENGEL[1]), wenn auch mit allem Vorbehalt, seine Bedenken ausgesprochen, auf den Gedanken einer näheren Verwandtschaft der Pteropoden und Cephalopoden einzugehen; und neuerdings hat sich GROBBEN bestimmt in demselben Sinne geäussert[2]). Andererseits können wir aber constatiren, dass RAY LANKESTER[3]) kürzlich derartig die Stellung der Pteropoden verkannt hat, dass er dieselben geradezu in die Classe der Cephalopoden aufgenommen hat.

2. Das gegenseitige Verhältniss der Limaciniden, Hyalaeiden und Cymbuliiden.

Von den drei Familien, aus welchen die Thecosomen bestehen, ist es unschwer zu erkennen — und schon von verschiedener Seite erkannt worden —, dass die der Limaciniden die ursprünglichste ist, diejenige, welche dem Ausgangspunkte, den Tectibranchiern, am nächsten steht. Bei dieser Familie haben wir noch eine spiralige Schale, ein Operculum, eine dorsale Mantelhöhle, — bei den übrigen, den Hyalaeiden und Cymbuliiden, ist jene (wenn vorhanden) gerade geworden, das Operculum verloren gegangen, die Mantelhöhle ventral geworden. Es ist namentlich der letztere Charakter von besonderem Interesse; die Lage der Mantelhöhle ist sonst innerhalb der Gastropoden ungemein constant, und hier finden wir bei zwei Familien, den Limaciniden und Hyalaeiden (von den Cymbuliiden werden wir vorläufig absehen), welche sonst sogar in den Einzelheiten ihres Baues sehr eng mit einander verwandt sind, eine gänzlich verschiedene Lagerung derselben. Es dürfte deshalb wohl der Mühe werth sein, sich die bezüglichen Verhältnisse etwas näher anzusehen, um womöglich ein Verständniss dieses Unterschiedes zu erzielen.

Die Frage ist bisher nur von wenigen Verfassern, namentlich von SOULEYET und GROBBEN, berührt worden. Beide behandeln die Sache in aller Kürze und beide stehen eigentlich, unabhängig von einander, auf demselben Standpunkt, wenn auch dieses in etwas verschiedenen Worten ausgedrückt wird: die verschiedene Lagerung der Mantelhöhle ist vermeintlich eine unmittelbare Folge davon, dass die Hyalaeiden

1) Geruchsorg. u. Nervensystem d. Moll., Z. f. wiss. Zool. 35. Bd. p. 381.

2) Morphol. Studien ü. d. Harn- u. Geschlechtsapp. d. Cephalop. in: Arb. Zool. Inst. Wien 5. Bd. p. 44—67.

3) Art. Mollusca in: Encyclop. Britann. 9. Ed. Vol. 16, 1883.

eine gerade Schale und einen geraden Eingeweidesack besitzen, während die Limacinen eine Spiralschale und einen spiralgewundenen Eingeweidesack besitzen. „Les Spirales *[Limacina]* — sagt Souleyet [1]) — se rapprochent tout à fait, par leurs caractères extérieurs, des genres précédents *[Hyalaea, Cleodora]*; on peut s'en faire une idée assez juste en les considérant comme des Cléodores dont la partie postérieure du corps et la coquille qui la recouvre seraient contournées en spirale“.. „La partie postérieure ou abdominale est enroulée en spirale, ainsi que la coquille dans laquelle elle est contenue“.... „le sac branchial, au lieu de se trouver à la partie inférieure, comme dans les Hyales et les Cléodores, est placé en dessus, comme dans les Gastéropodes pectinibranches ou pulmonés, par suite de l'enroulement de l'animal autour de son axe“ [hervorgehoben von mir]. Grobben [2]) spricht sich, nachdem er erwähnt hat, dass die Mantelhöhle bei den Limacinen dorsal ist, folgendermaassen aus: „Wie erklärt sich aber die ventrale Lage der Mantelhöhle bei den übrigen Pteropoden: Ich glaube, dass dieselbe einfach durch Rückdrehung des bei den Stammformen gedrehten Eingeweidesackes [hervorgehoben von mir] zu Stande gekommen ist. — Die dorsale Lage der Mantelhöhle, wie sie bei allen spiralig gedrehten Gasteropoden vorkommt, ist erst bei der Drehung des Eingeweidesackes zu Stande gekommen, somit secundär“. — Beide Verfasser sind also der Ansicht, dass die Spiralwindung des Eingeweidesackes eine Umlagerung der Mantelhöhle von der Bauch- nach der Rückenseite unmittelbar veranlasst hat, resp. dass die Aufhebung der Spiralwindung eine Verlagerung derselben von der Rücken- nach der Bauchseite direct mit sich bringt. Diese Meinung ist jedoch unrichtig, denn die Spiralwindung der Schnecken kann, wie wir gleich sehen werden, ihrer Natur nach keine solche Umlagerungen veranlassen.

Betrachtet man eine Schnecke, welche mit Vorsicht ihrer Schale beraubt worden ist (*Limacina helicina* ist in dieser Hinsicht wegen der grossen Zerbrechlichkeit der Schale besonders günstig), so erkennt man ohne Schwierigkeit, dass die spiralgewundene Form des Eingeweidesackes in erster Linie darauf beruht, dass die Ventralseite desselben bedeutend kürzer ist als die Dorsalseite; hierdurch wird der Eingeweidesack zusammengerollt. In zweiter Linie kommt

1) Bonite, Zool. T. 2 p. 208—210.
2) Harn- u. Geschlechtsapp. d. Cephalop. in: Arb. Zool. Inst. Wien Bd. 5, p. 63.

hierzu noch eine gewisse eigenthümliche Schiefheit des Eingeweidesackes, wodurch das mehr oder weniger ausgeprägte thurmförmige Aussehen der Schalen bedingt wird; bei denjenigen Schnecken, deren Windungen in einer Ebene liegen (Planorbis etc.) fehlt diese Schiefheit, welche unter allen Umständen ohne wesentliche Bedeutung für die gegenseitige Lagerung der Organe ist.

Denkt man sich jetzt eine *Limacina* gerade gerichtet: die Ventralseite ebenso lang wie die Dorsalseite gemacht und die geringe Schiefheit des Eingeweidesackes ausgeglichen, dann wird dieses, wie man ohne Schwierigkeit begreift — und wie ein Versuch mit einer aus ihrer Schale genommenen Schnecke oder mit einem einfachen Modell aus Modellirwachs jedenfalls mit Leichtigkeit zeigen wird —, gar keine Aenderung der Lage der Kiemenhöhle nach sich ziehen. Der Unterschied in dieser Beziehung zwischen Limaciniden und Hyalaeiden ist somit nicht eine einfache Folge davon, dass der Eingeweidesack bei jenen spiralgewunden ist, bei diesen nicht. Er muss in anderer Weise erklärt werden.

Man könnte sich nun verschiedene Möglichkeiten denken. Es wäre zum Beispiel möglich, dass die dorsale Mantelhöhle der Limaciniden in der Weise ventral geworden wäre, dass die rechte Seite derselben sich allmählich gegen die Ventralseite gestreckt hätte, während die linke Seite gleichzeitig zusammengeschrumpft wäre, ohne dass übrigens in der Lage irgend eine Aenderung eingetreten wäre. Eine genauere Untersuchung des Baues der zwei Gruppen zeigt aber, dass der Unterschied in Wirklichkeit ein weit eingreifenderer ist.

In der That muss man sich vorstellen, dass der Uebergang von Limaciniden zu den Hyalaeiden in folgender Weise vor sich gegangen ist: Zunächst ist das Thier gerade gerichtet, und dann ist der grössere hintere Theil des Körpers, der Eingeweidesack, welcher mit dem vorderen kleineren fusstragenden Theil des Körpers durch eine halsartig eingeschnürte Partie verbunden ist, um 180° um die Axe des Thieres gedreht worden, während der vordere Theil die ursprüngliche Lage bewahrt hat; betrachtet man das Thier vom vorderen Ende des Körpers, so ist die Richtung der Bewegung die entgegengesetzte der Zeiger einer Uhr gewesen. Was am hinteren Theil des Körpers der Limaciniden Rücken ist, ist bei den Hyalaeiden Bauch geworden, und umgekehrt. Der gedrehte Theil umfasst: den Darmcanal mit Ausnahme des Mundes und der Buccalpartie, die Leber, den grössten Theil der Geschlechtsorgane (mit Ausnahme des Penis und der Endpartie des Geschlechtsganges), das Herz, die Niere,

die Mantelhöhle, die Schale; der vordere ungedrehte Theil besteht aus dem Fuss (mit den Flossen), den Tentakeln, dem Penis, der Geschlechtsöffnung, der Buccalpartie, dem ganzen Centralnervensystem, welche Organe sämmtlich ihre ursprüngliche Lagerung beibehalten haben.

So auffällig es auch erscheinen mag, dass ein so durchgreifender Unterschied in der gegenseitigen Lagerung der Theile bei zwei Thiergruppen, welche in den Einzelnheiten ihres Baues einander so nahe stehen wie die Limaciniden und die Hyalaeiden — so nahe, dass Souleyet dieselben in eine Familie vereinigte — so zeigt doch eine genauere Analyse ihres Baues aufs unzweideutigste, dass das Verhältniss in der That ein solches ist.

Besonders instructiv in dieser Richtung sind die Lagerungs-Beziehungen des Darmcanales und des Geschlechtsapparates. Bei den Limacinen (vergl. Taf. VIII Fig. 1) läuft der Darm nach hinten und rechts, dann in einem Bogen nach der linken Seite, dann nach vorn und nach der rechten Seite, sich mit seinem Anfangstheil dicht am Magen derartig kreuzend, dass der proximale[1]) Theil an der Kreuzungsstelle unter dem distalen liegt, und mündet auf der rechten Seite. Bei den Hyalaeiden (Fig. 3) ist dieses alles in Folge der Drehung umgekehrt geworden: der Darm läuft hier nach hinten und links, dann in einem Bogen nach der rechten Seite, dann nach der linken Seite, auf welcher ebenfalls die Ausmündungsstelle befindlich ist; an der Kreuzungsstelle liegt der proximale Theil des Darmes oberhalb des distalen. — Bei den Limacinen (Fig. 1) liegt der Geschlechtsgang auf der rechten Seite des Thieres, unterhalb des distalen Abschnittes des Darmes, und mündet weit vorne auf der rechten Seite. Die Oeffnung findet sich auch bei den Hyalaeiden (Fig. 3) auf der rechten Seite, sie hat nämlich ihren Platz auf dem vorderen, nicht gedrehten Theile des Körpers; die grössere Partie des Ganges liegt dagegen im gedrehten Theile des Körpers und findet sich demgemäss auf der linken Seite oberhalb des Darmes; indem aber der Gang an der auf der rechten Seite liegenden Oeffnung befestigt ist, wird der distale Theil desselben nach rechts gezogen und läuft quer unterhalb der Speiseröhre nach der rechten Seite. Theorie und Thatsachen können sich nicht schöner decken.

Auch die übrige anatomische Analyse giebt dasselbe Resultat. Die Niere und das Herz liegen bei *Limacina* auf der Rückenseite

1) Proximal nennen wir den Theil des Darmes, welcher dem Magen am nächsten liegt, distal denjenigen, welcher dem Anus am nächsten. Aehnlich für den Geschlechtsgang.

des Thieres links; bei *Cleodora* (*Creseïs*) *acicula*, der den Limacinen nächststehenden Hyalaeide, welche auf diese Verhältnisse hin untersucht wurde, liegen dieselben Theile auf der Ventralseite rechts, sonst aber in derselben gegenseitigen Lagerung [1]). — Der Schalenmuskel (Spindelmuskel), welcher bei den Limacinen ganz auf der Ventralseite liegt, hat (mit Ausnahme seines vordersten Theiles) bei den Hyalaeiden seinen Platz auf der Dorsalseite oberhalb der Eingeweidemasse[2]) (Taf. VIII Fig. 4—6). — Bei den Limacinen findet sich am vorderen Rande des Mantels rechts ein tentakelähnlicher Fortsatz, welcher beim lebenden Thiere zu einer bedeutenden Länge ausgestreckt werden kann; derselbe findet sich auch bei verschiedenen Hyalaeiden, namentlich bei denjenigen Formen, welche den Limacinen am nächsten verwandt sind — *Cleodora virgula, acicula, striata* —, aber auf der linken Seite.

Ferner wird auch durch unsere Theorie eine Eigenthümlichkeit der Schale der Hyalaeiden erklärlich. Bekanntlich ist dieselbe gerade, jedoch nicht in ihrer ganzen Länge, indem der hintere Theil gewöhnlich gebogen ist. Diese Biegung ist anscheinend von derjenigen, welche wir sonst bei den Gastropoden finden, diametral verschieden, indem die Concavität bei den Hyalaeiden auf der Dorsalseite, die Convexität auf der Ventralseite sich findet — also wie bei den Nautilen —, während das Schalenrohr bei den übrigen Schnecken, die Limacinen nicht ausgenommen, immer derartig gebogen ist, dass die Concavität auf der Ventralseite liegt (es macht in dieser Hinsicht keinen Unterschied, ob die Schale rechts- oder linksgewunden ist). In Wirklichkeit ist dieser Unterschied eine einfache Folge der Drehung des Eingeweidesackes und der mit diesem verbundenen Schale.

Auf jedem Punkt, den ich habe untersuchen können, wird somit die oben aufgestellte Theorie bestätigt: dass die ventrale Lage der Mantelhöhle der Hyalaeiden als die Folge einer Drehung des ganzen hinteren Theils des Körpers um 180° um ihre Axe aufzufassen ist. Diese Drehung ist auch theilweise während der Ontogenese nachweisbar.

---

1) Bei anderen Hyalaeiden ist die Lagerung des Herzens und der Niere mehr oder weniger secundär verändert (vergl. unten).

2) Man sollte der Theorie gemäss vermuthen, dass der vordere Theil des Schalenmuskels sich bei den Hyalaeiden einseitig (links) nach der Bauchseite wendete, um sich dem Fusse anzuheften. In Wirklichkeit sendet derselbe jedoch eine Spange jederseits von der Speiseröhre nach unten, von welchen die eine — die rechte — als eine Neubildung aufgefasst werden muss.

Die Mantelhöhle wird nach Fol [1]) auf der rechten Seite des Thieres angelegt, und noch nachdem dieselbe — bei jüngeren Larven — eine recht ansehnliche Entwickelung erlangt hat, ist sie nicht genau ventral, sondern schief, nach der rechten Seite hin gelagert; nach der Theorie soll die Mantelhöhle eben auf einem Zwischenstadium (vergl. Fig. 2) auf der rechten Seite gelagert sein. Hiermit steht auch in Verbindung, dass die Spitze der Schale bei denjenigen Formen, welche eine gebogene Schalenspitze besitzen, bei jungen Larven nicht nach oben wie beim Erwachsenen (vergl. oben), sondern nach der linken Seite gerichtet ist — ebenfalls ganz den Forderungen der Theorie entsprechend, wovon ein Versuch mit einem einfachen Modell leicht überzeugen wird. Ferner wird auch der Anus in der Medianlinie angelegt und rückt später nach links [2]) (vergl. Fig. 2). Den Anfang der erwähnten Drehung des hinteren Theiles müssen wir uns demnach in einer Periode der Entwickelung denken, in welcher die Mantelhöhle und der Anus noch nicht angelegt sind (die Mantelhöhle wird verhältnissmässig spät gebildet, nachdem z. B. der Fuss schon stark entwickelt ist).

Die dritte Familie, die Cymbuliiden, ist diejenige, welche das entschiedenste Gepräge einer Anpassung an das pelagische Leben angenommen hat; mehrere von denjenigen Charakteren, welche andere ausgeprägt pelagische Typen auszeichnen, finden wir hier wieder: ein grösserer Theil des Thieres ist halb gallertig (die sogenannte „Schale"), die Eingeweide sind zu einem „Nucleus" zusammengedrängt, die Muskeln sind rückgebildet, die Pigmentirung ist auf den Nucleus beschränkt, der übrige Theil des Körpers ist wasserklar, die wirkliche Schale verloren gegangen. Das Verhältniss dieser Familie zu den übrigen Thecosomen ist ein ähnliches wie z. B. zwischen *Firola* und *Atlanta*.

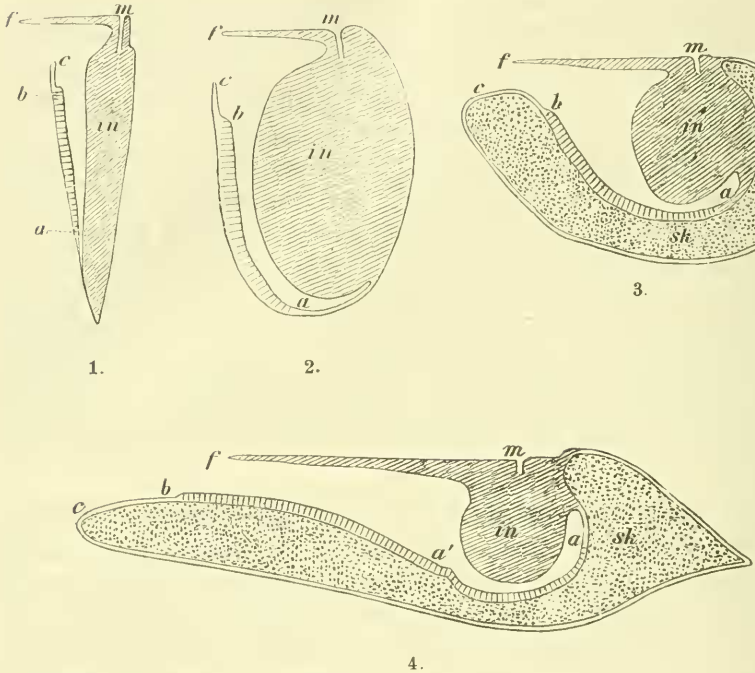
Im Uebrigen schliessen sich die Cymbuliiden an die Hyalaeiden an, namentlich in dem Hauptpunkt, dass die Mantelhöhle ventral ist, wenn auch dieselbe andererseits bei den Cymbuliiden stark modificirt erscheint. Der Unterschied in dieser Richtung zwischen einer Hyalaeide und einer Cymbuliide beruht in erster Linie darauf, dass die Rückenseite des Thieres sich bei diesen derartig verkürzt hat, dass

---

1) Développem. d. Ptéropodes, in: Arch. Zool. expér. et gén. T. 4 p. 141 und verschiedene der Figuren.

2) Fol, l. c. p. 146.

die Mantelhöhle sich bis an den Nacken des Thieres erstreckt (vergl. Holzschnitt A, welcher eine nähere Erklärung überflüssig macht).



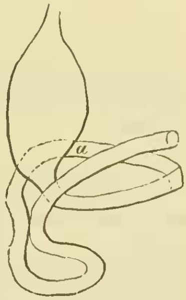
Holzschnit A. 1. Schematischer Sagittalschnitt einer *Cleodora* (ohne Schale). 4. Aehnlicher von *Cymbulia Peronii*. 2—3 Hypothetische Zwischenstadien zwischen beiden. — *m* Mund, *f* Fuss, *in* Eingeweidemasse, *a-b* Epithelschild, *c* Rand des Mantels, *sk* sogenannte „innere Schale".

Ferner ist für dieselben charakteristisch die bedeutende Weite, welche die Mantelhöhle erlangt hat. Als der inneren Fläche des Mantels der Hyalaeiden entsprechend muss nämlich nicht nur die Bekleidung der vorderen Höhlung (*a-a'*) der pantoffelförmigen Schale von *Cymbulia* betrachtet werden, sondern ausserdem noch die Bekleidung der oberen Fläche der hinteren Partie derselben, jedenfalls zum grossen Theil (*a'-b*). Es ist dies aus der Beschaffenheit des Epithels zu erkennen. Auf der inneren Seite des Mantels findet sich bei den Hyalaeiden wie bei den Limacinen bis in einige Entfernung von dem vorderen Rande desselben ein sehr eigenartiges Epithel, aus ungemein grossen hohen Zellen bestehend, auf dessen nähere Beschreibung übrigens hier nicht eingegangen werden kann. Dieses „Epithelschild",

wie wir es genannt haben, findet sich ebenfalls bei den Cymbuliiden, und erstreckt sich hier nicht nur über die vordere Höhlung der pantoffelförmigen Schale, sondern auch über einen grossen Theil der hinteren Partie derselben, so dass jedenfalls dieser Theil *(a'-b)*, wahrscheinlich aber die Oberfläche der ganzen hinteren Partie des Pantoffels der inneren Seite des Mantels der Hyalaeiden entspricht.

Die Lagerungs-Beziehungen der Organe der Cymbuliiden entsprechen, mit einigen geringfügigen Aenderungen, denen der Hyalaeiden. Der distale Abschnitt des Darmes kreuzt den proximalen dicht am Kaumagen und liegt unterhalb desselben — wie bei den Hyalaeiden; der mittlere Theil des Darmes bildet eine Schlinge, welche grösser ist als die entsprechende der Hyalaeiden, und dessen hintere Partie (α in Holzschn. **B**) in Harmonie damit, dass die Ventralseite des Eingeweidesackes so stark gekrümmt ist, hinter dem übrigen Theil des Darmcanales zurückgebogen ist. Der Anus liegt links; weil aber der Magen etwas nach rechts gerückt ist, liegt derselbe der Medianlinie näher als bei den Hyalaeiden. Die Geschlechtsöffnung befindet sich auf der rechten Seite; der distale Theil des Geschlechtsganges kreuzt die Speiseröhre und liegt unterhalb derselben — wie bei den Hyalaeiden.

Die Cymbuliiden dürften demnach wohl als ein in Anpassung an das pelagische Leben ausgebildeter Seitenzweig des Hyalaeiden-Typus aufzufassen sein.

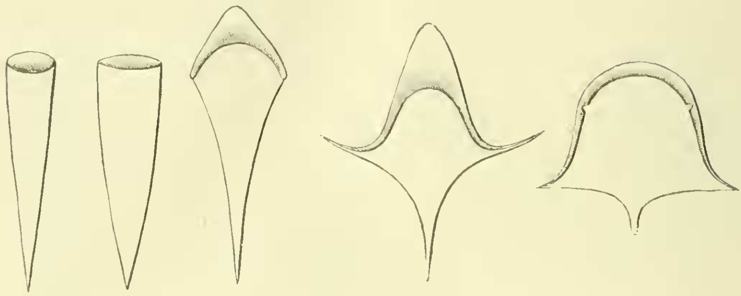


Holzschnitt **B.** Der Darmcanal von *Cymbulia* von unten. α entspricht der ebenso bezeichneten Stelle in Fig. 1 u 3, Taf. VIII.

3. Einige Bemerkungen über die Familie der Hyalaeiden.

Von den verschiedenen Pteropoden-Familien ist die der Hyalaeiden ohne Vergleich diejenige, deren specielleres Studium am meisten Interesse darbietet. Sie erlangt ein solches unter anderem dadurch, dass ihre Mitglieder eine zusammenhängende aufsteigende Reihe bilden, deren einzelne Glieder eng verknüpft sind, während die Familie andrerseits bedeutungsvolle Verschiedenheiten umfasst. Die Formen, welche das eine Ende der Reihe bilden, schliessen sich eng an die Limacinen — ohne dass man jedoch in dem Hauptpunkte, welcher die Limaciniden und Hyalaeiden trennt, nämlich was die Lage des Eingeweidesackes bei letzteren betrifft, irgend eine Andeutung eines Ueberganges zwischen beiden Familien findet — und dadurch an den normalen Gastropoden-

typus an, während das andere Ende derselben sich, jedenfalls im Habitus, sehr weit von diesem entfernt.



Holzschnitt C. Schematische Figuren zur Illustration der Formenänderungen der Schale der Hyalaeiden. Von der Ventralseite. 1 entspricht den *Creseïs*-Arten, 2 der *Cleodora australis* (vereinfacht), 3 der *Cl. pyramidata*, 4 ungefähr der *Cl. cuspidata*, 5 den *Hyalaeen.*

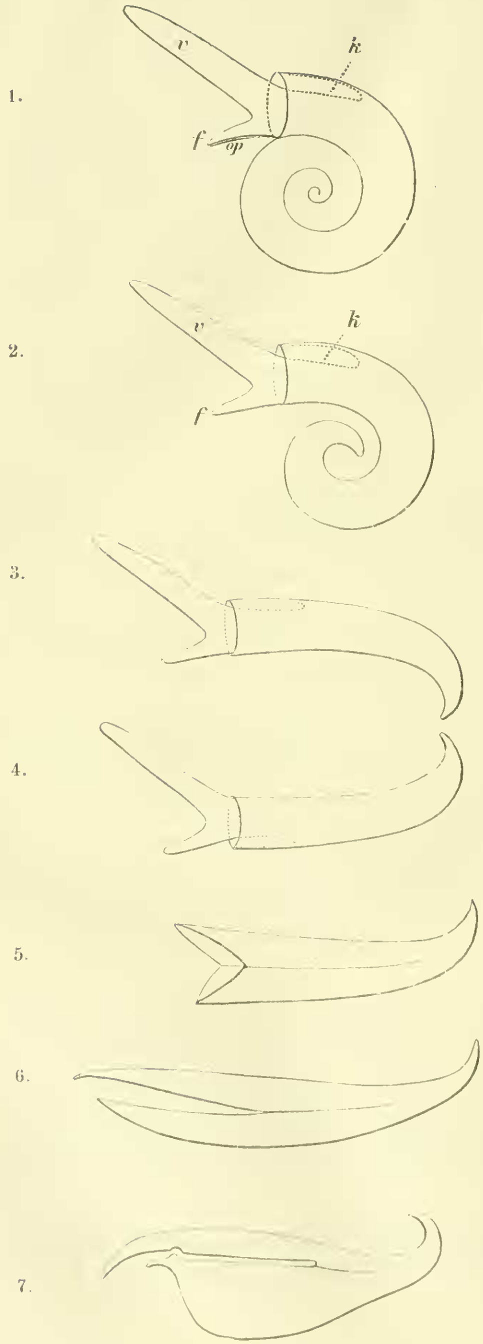
Es spricht sich dies sehr schön in dem Verhalten der Schale aus. Bei den niederen *Cleodoren* (den Arten der Untergatt. *Creseïs)* finden wir eine einfache gestreckt-kegelförmige Schale, deren Querschnitt überall ungefähr kreisrund ist. Bei *Cleodora australis* ändert sich die Schale in einem wichtigen Punkt. Nur der hintere Theil derselben hat einen kreisrunden Querschnitt; der vordere grössere Theil ist jederseits mit einer hervorspringenden Kante (einer Falte der Schalenwand) versehen. *Cleodora australis* weicht aber noch in einem anderen Punkte von den *Creseïs*-Arten ab. Die Mündung der Schale kann in eine Oberlippe und eine Unterlippe gesondert werden; beide zeichnen sich dadurch aus, dass ihr Mittelpunkt etwas stärker hervortritt als die Seitentheile, was bei den entsprechenden Theilen der *Creseïs*-Schale nicht der Fall ist. Bei *Cleodora pyramidata* ist die Schale in der angedeuteten Richtung weiter entwickelt, die Seitenkanten sind stark hervortretend, die Querdimension der Mündung überwiegt weitaus die Höhe derselben, die seitlichen Theile der letzteren sind eng in Vergleich zum mittleren Theile derselben, die Mitte der Unter- und (besonders) der Oberlippe ist stark hervortretend. Hierzu kommt noch, dass die Seitenkanten, welche bei *Cl. australis* noch ungefähr parallel sind, bei *Cl. pyramidata* nach vorne divergiren, was besonders bei einer Varietät der Art *(lata* mihi = *Cl. lanceolata*

autt.) hervortritt. All dies ist noch weit stärker ausgeprägt bei *Cl. cuspidata*, bei welcher die Seitenkanten so stark divergiren, dass das vordere Ende derselben schräg seitlich gerichtet ist, und bei welcher die Mittelpartien der Lippen weit länger hervorragen als die engen Seitenpartien der Mündung. Zu dieser starken Entwicklung der Ober- und Unterlippe steht eine Rückbildung der hinteren Partie der Schale in nahem Verhältniss. Endlich finden wir bei *Cl. cuspidata* ein Moment angedeutet, welches für die folgenden Formen charakteristisch ist: man findet bei der erwachsenen Schale eine leichte Einengung der Mündung, deren Höhe (Weite) ein wenig geringer ist als die Höhe der Schale etwas weiter hinten. — Bei den typischen *Hyalaea*-Arten sind nun diese Eigenthümlichkeiten der Schale bis aufs äusserste gesteigert: die Mündung ist bedeutend eingeengt, fast nur eine Spalte geworden, was um so auffallender wird, als die Unterlippe hinter der Mündung stark bauchig erscheint; die Seitentheile der Mündung sind auch hier enger als die Mittelpartie, nach hinten gerichtet (ähnlich wie bei *Cl. cuspidata*), und durch einen Zapfen, welcher in eine Grube am Rande der Oberlippe hineingreift, sogar fast ganz von jener gesondert; der mittlere Theil des Vorderrandes der Oberlippe ist ferner, was wir bei keiner *Cleodora* finden, vor die Mündung hinabgebogen; der vordere Theil der Seitenkanten ist gerade seitwärts gerichtet; der hintere Theil der Schale ist auf ein Minimum rückgebildet (Enddorn, pointe terminale), so dass die Schale fast nur aus der Ober- und Unterlippe gebildet wird, wenn wir unter diesen Namen diejenigen Theile der Schale verstehen, die vor einer Linie liegen, welche von der einen Ecke der Mündung zur anderen gezogen wird. Zwischen *Cl. cuspidata* und den typischen Hyalaeen stehen *Hyalaca trispinosa* und 4-*dentata*, welche die Reihe noch vollständiger machen, indem sie sich in einigen Punkten den Cleodoren nähern; es ist namentlich bei diesen der „Enddorn“ kräftiger entwickelt[1]).

Der Fuss der Thecosomen (Taf. VIII Fig. 7) besteht aus zwei Theilen, einem hinteren schmäleren Theil *(f)* und einem vorderen breiteren Theil, dessen zwei Hälften als Flossen *(v)* bezeichnet werden. Bei den Limacinen (Fig. 9) ist der hintere Fussabschnitt schmal, zungenförmig, und die Flossen tragen auf ihrem Vorderrand einen

1) Die Schale der Hyalaeiden bietet noch sehr viel Interessantes dar, worauf wir aber in diesem Zusammenhang nicht eingehen können.

kleinen tentakelähnlichen Lappen *(v')*. Ganz ähnlich verhalten sich einige Arten der Untergattung *Creseïs*, nämlich *Cleodora virgula* (Fig. 10), *acicula* und *chierchiae,* bei welchen der Fuss mit denselben Worten beschrieben werden müsste. Bei *Cleodora striata* (ebenfalls aus der Untergattung *Creseïs)* ist der kleine Lappen auf dem Vorderrande der Flossen bedeutend grösser und der hintere Fussabschnitt ist breiter geworden (Fig. 11). Bei *Cleodora (Creseïs) subula* (Fig. 12) ist jener Lappen zu einem Hauptabschnitt der Flosse geworden, und ebenso gestaltet sich die Sache bei allen übrigen Cleodoren (Subg. *Cleodora)* und bei den *Hyalaea* - Arten (Fig. 13—15. Auch der hintere Fussabschnitt hat bei *Cleodora subula* an Breite zugenommen, was noch mehr bei den übrigen Cleodoren

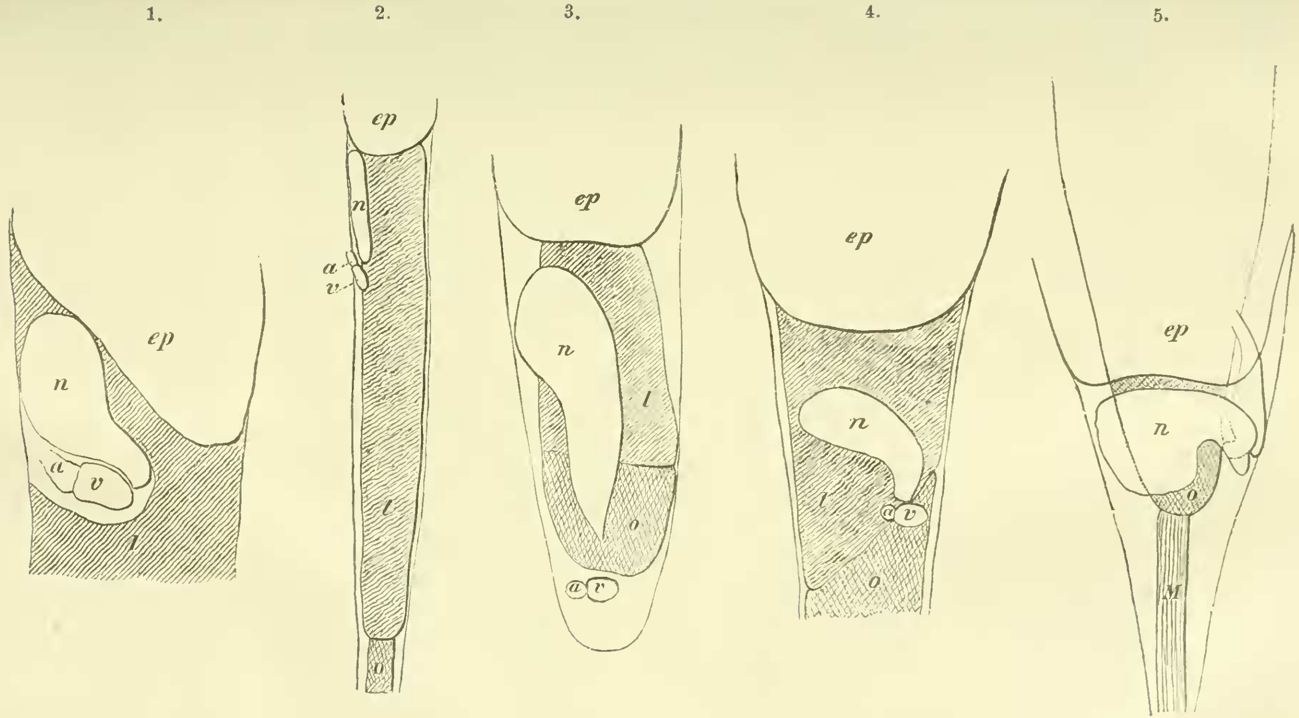


Holzschnitt **D.** Schematische Figuren zur Illustration der Formen - Aenderungen der Schale der Thecosomen, von der linken Seite. 1 *Limacina*. 2 u. 3 hypothetische Zwischenstadien zwischen Limaciniden und Hyalaeiden. 4 entspricht den *Creseïs*-Arten, 5 der *Cleodora australis* (vereinfacht), 6 der *Cl. cuspidata*, 7 den Hyalaeen. *f* hinterer Fussabschnitt, *v* Flosse, *op* Operculum, *k* Mantelhöhle.

(Fig. 13) und bei *Hyalaea trispinosa* (Fig. 14) und 4-*dentata* der Fall ist; bei allen Cleodoren und bei den beiden genannten *Hyalaea*-Arten bewahrt jedoch der hintere Fussabschnitt die ursprüngliche Zungenform. Bei den übrigen *Hyalaea*-Arten (Fig. 15) hat der hintere Fussabschnitt sich weiter geändert; er wird sehr breit, fast ebenso breit wie die Flossen, gleichzeitig wird aber die Zungenform verwischt, er bekommt ungefähr die Form eines sehr breiten abgestutzten Dreiecks, welches wie ein Gebräme hinter dem Flossenpaar seinen Platz hat.

Eine ähnliche Reihe finden wir für die Verhältnisse der Niere und des Herzens (Holzschn. **E**). Die Niere ist bei den Thecosomen ein länglicher Sack, welcher mit dem einen Ende in der Nähe des hinteren Randes des vorhin genannten Epithelschildes gelagert ist, während das Herz immer am entgegengesetzten Ende der Niere seinen Platz hat. Bei den Limacinen liegt die Niere auf der linken Seite des Körpers und hinter derselben liegt das Herz; das Atrium links und etwas vor dem Ventrikel. Bei *Cleodora virgula* und *acicula* ist die Lage der beiden Organe zu einander und zu anderen Eingeweiden ungeändert, sie liegen aber, weil der ganze hintere Theil des Körpers gedreht ist, auf der rechten Seite des Körpers und das Atrium liegt rechts und vor dem Ventrikel. Bei den folgenden Arten findet nun eine successive Wanderung der Niere und des Herzens über die Ventralseite des Körpers statt, so dass das Herz schliesslich auf die linke Seite geräth, mit dem Atrium hinter dem Ventrikel, während die Niere eine transversale Lagerung auf der Bauchseite des Körpers erlangt. Bei *Cleodora striata* hat die Wanderung angefangen: die Niere ist noch longitudinal gelagert, ist aber auf die Ventralseite hinabgewandert; das Herz hat eine Querstellung erhalten, das Atrium und der Ventrikel liegen neben einander. jenes rechts von diesem. Bei *Cl. subula* hat die Niere eine schrägere Stellung eingenommen, das hintere Ende ist nach links gezogen; auch das Herz ist nach der linken Seite gerückt, aber das Atrium liegt noch rechts vom Ventrikel. Bei *Cl. pyramidata* ist die Aenderung endlich wesentlich abgeschlossen: die Niere ist quergestellt mit ihrem früher vorderen Ende rechts, dem hinteren links; das Herz liegt links, das Atrium gerade hinter dem Ventrikel. Aehnlich verhalten sich die übrigen Hyalaeiden.

Eine ähnliche Reihe lässt sich auch für die Radula etc. aufstellen; überall spricht sich sehr schön diese graduelle Entfernung von dem Ausgangspunkt, dem Limacinen-Typus, aus.



Holzschnitt **E.** Umrisszeichnungen zur Illustration der Lagerungsbeziehungen der Niere und des Herzens bei verschiedenen Thecosomen. 1. *Limacina*. 2. *Cleodora acicula*, 3. *Cl. striata*, 4. *Cl. subula*, 5. *Cl. pyramidata*. Sämmtlich von der Ventralseite, mit Ausnahme von Nr. 1, welche von der Dorsalseite gesehen ist. — *ep* Epithelschild (hinterer Theil), *n* Niere, *a* Atrium, *v* Ventrikel, *l* Leber, *o* Geschlechtsdrüse, *M* Schalenmuskel.

4. Die Nahrung und die Nahrungsaufnahme der Pteropoden.

In der Beschaffenheit der Nahrung und in der Weise, in welcher dieselbe aufgenommen wird, spricht sich ein sehr entschiedener Gegensatz zwischen den Thecosomen und Gymnosomen aus. Die betreffenden Verhältnisse, welche bisher fast gar keine Berücksichtigung fanden, sind, namentlich was die Thecosomen betrifft, von keinem geringen Interesse. Wir betrachten zunächst letztere Gruppe.

Zwischen den beiden Flossen, welche zusammen den vorderen breiteren Abschnitt des Fusses ausmachen, liegt vorne die Mundöffnung. Dieselbe ist bei den Limaciniden und Hyalaeiden seitlich von einem Paar longitudinaler Lippen (Taf. VIII Fig. 7, *l*) umgeben, welche sich vor der Mundöffnung mit einander vereinigen. Diese Lippen, welche kräftige, stark hervortretende Hautfalten sind, gehen zunächst nur wenig divergirend nach hinten, biegen sich dann nach aussen, immer niedriger werdend, hören als Hautfalten beim Punkte β auf, setzen sich aber mit einer scharfen Linie ($\beta\gamma\delta$) fort, welche am Hinterrande der Flossen ausläuft. Die Partie der Unterfläche des Fusses, welche vorn von den Lippen und deren Fortsetzung, hinten vom scharfen Fussrande begrenzt wird, hat schon für das blosse Auge ein anderes, mehr sammetartiges Aussehen als der übrige Theil des Fusses, und eine mikroskopische Untersuchung zeigt, dass der Unterschied darauf beruht, dass dieser ganze Abschnitt mit einem Wimperepithel bekleidet ist, dessen Zellen je mit einer grossen Anzahl dichtgestellter, sehr langer Wimperhaare versehen sind, während das übrige Epithel des Fusses wimperlos ist. Da ich leider selbst keine Gelegenheit gehabt habe, lebende Thecosomen zu untersuchen, kann ich nicht aus Autopsie sagen, in welcher Richtung die Wimperbewegung erfolgt; nach einer Bemerkung GEGENBAURS [1]) geht dieselbe jedoch in der Richtung gegen die Mundöffnung, Nach meinem Dafürhalten dient die oben beschriebene Einrichtung den Limacinen und Hyalaeiden zur Beschaffung ihrer Nahrung: alle kleinen Organismen, welche

1) Pteropoden und Heteropoden p. 6: „Das Epithelium der Flossen ist pflasterförmig, an der Oberfläche mit feinen Cilien besetzt, welche gegen die Flossenbasis zu länger werden und dort eine regelmässige, gegen die Mundöffnung gerichtete Strömung unterhalten". Dass die ganze Epithel der Flossen bewimpert sein sollte, kann ich übrigens, wie oben erwähnt, nicht bestätigen.

mit der grossen wimperbekleideten Fläche in Berührung kommen, werden von dem Wimperstrom gegen die Ecke, in welcher der Mund liegt, und schliesslich in die Mundöffnung hineingetrieben — insofern sie nicht so gross oder kräftig sind, dass die Wimperbewegung sie nicht bewältigen kann. Die Geschöpfe, welche in dieser Weise als ihre Nahrung dienen müssen, sind, wie meine zahlreichen Analysen des Magen-Darm-Inhaltes zeigen, eine grosse Anzahl verschiedener Protophyten und Protozoen, ferner einzelne Metazoen, besonders sehr kleine Limacinen, während Crustaceen, welche bekanntlich in grosser Anzahl die oberen Wasserschichten des offenen Meeres bevölkern, so gut wie ganz fehlen: letztere Thiere haben eine zu kräftige Eigenbewegung, als dass der Wimperstrom sie bewältigen kann. Dass bei einer derartigen Nahrungsaufnahme übrigens von keiner Auswahl der an derselben Localität vorhandenen Körperchen die Rede sein kann, ist selbstverständlich, und es ist deshalb nicht wunderbar, wenn man im Magen einer *Limacina helicina* zahlreiche Körperchen anorganischer Herkunft (Quarzkörnchen etc.) findet, welche vielleicht von Eisbergen herstammen oder möglicherweise einfach Schmutzpartikelchen sind, die von dem Schiffe ausgeworfen wurden, welches die betreffende Limacina erbeutete; — oder wenn man in einer *Hyalaea tridentata* von der Zoologischen Station zu Neapel Bruchstücke von Menschenhaaren, gefärbte und ungefärbte baumwollene Fäden, kleine carminrothe Partikelchen etc. findet, welche offenbar daher stammen, dass das Thierchen einige Zeit in der Station lebend gehalten worden und das „Staub" ins Wasser gerathen ist.

Bei den Cymbuliiden fehlt die oben beschriebene Einrichtung, die longitudinalen Lippen und das Wimperfeld. Die Mundöffnung — welche bei *Tiedemannia* auf einem kürzeren oder längeren Fortsatz ihren Platz hat — ist hier von einer vorderen und einer hinteren transversalen Hautfalte begrenzt, welche seitlich in einander übergehen und auf ihrer inneren Fläche mit einem Wimperepithel bekleidet sind. Hiermit ist ein Ersatz für das Fehlen jener Einrichtung gegeben; die Nahrung der Cymbuliiden ist genau dieselbe wie der übrigen Thecosomen.

Ueber die mikroskopischen Organismen, welche die Nahrung der Thecosomen ausmachen, habe ich noch Folgendes zu bemerken. Das Resultat der Analysen des Mageninhaltes ist etwas verschieden, je nachdem die untersuchten Thiere von den nördlichen kalten Meeren oder von den heisseren Meeren (den tropischen und

warm-temperirten Meeren) stammen. Die aus den letzteren zeichnen sich dadurch aus, dass sie Globigerinen und die anderen mit diesen verwandten pelagischen Foraminiferen, mit welchen die „Challenger"-Expedition uns bekannt gemacht hat[1]) (*Pulvinulina, Hastigerina)*, und Radiolarien (*Dictyocha, Acanthometra, Amphilonche* etc.) enthalten; bei Thecosomen aus den arktischen und kalttemperirten Meeren (*Limacina helicina* und *balea, Cleodora pyramidata)* ist der Mageninhalt durch zahlreiche Cilioflagellaten[2]) (namentlich *Peridinien* und *Dinophysis)* charakterisirt, während Radiolarien niemals und Globigerinen nur selten darin gefunden werden. Diatomeen finden sich sowohl in den arktischen als in den anderen, immer jedoch ziemlich sparsam, obgleich Diatomeen bekanntlich zu gewissen Zeiten in ungeheuren Mengen die arktischen Meere füllen (während dieselben nach MURRAY l. c. in den wärmeren Meeren sparsam sind). Den nördlichen und den heisseren Meeren gemeinsam sind ferner die Coccosphaeren, welche öfters in grosser Menge in dem Mageninhalt vorhanden sind, und Mitglieder der Infusorien-Gruppe Tintinnoidea, welche offenbar in dem mikroskopischen Leben an der Oberfläche des Meeres eine weit grössere Rolle spielen, als es nach den bisherigen mir bekannten Berichten ersichtlich ist, und welche von den genannten Gruppen mikroskopischer Geschöpfe diejenige ist, welche das grösste Contingent zur Nahrung der Thecosomen liefert[3])

Als Beispiele mögen hier folgende Analysen des Magen-Inhaltes einzelner Exemplare verschiedener Arten angeführt werden:

---

1) Vergl. namentlich MURRAY, in: Proceed. Roy. Soc. London Vol. 24 p. 532 u. flg. — Ferner SAM. OWEN, in: Journ. Linn. Soc., Zool. Vol. 8 p. 202—205; Vol. 9 p. 147—157.

2) Cilioflagellaten fehlen übrigens keineswegs in dem Magen von Thecosomen aus den heisseren Meeren; es findet sich z. B. häufig in denselben die von STEIN (Organism. d. Infusionsthiere, 3. Abth. 2. Hälfte p. 18 Taf. 2 Fig. 7—8) beschriebene *Cladopyxis*.

3) Unter den Formen dieser Gruppe, welche ich in den Thecosomen gefunden habe, können folgende genannt werden: *Dictyocysta* (HAECKEL in: Jm. Zeitschr. 7. Bd., 1873, p. 561 u. flg.); Formen, welche mit den von CLAPARÈDE-LACHMANN (Étud. s. l. Infus., in: Mém. Inst. Genève T. 5 p. 195 u. flg.) beschriebenen *Tintinnus denticulatus* u. *acuminatus* Aehnlichkeit haben (sehr häufig); ferner die von denselben Verfassern l. c. Pl. 9, Fig. 5a–b abgebildeten Arten, u. a.

1. **Limacina balea**, von der Disko-Bucht.

Globigerina, 1 Ex.
Dinophysis, mehrere Ex.
Peridinium.
Coccosphaeren, viele Ex.
Tintinnus, *denticulato* Clap.-Lachm. aff., mehrere Ex.
Diatomeen.
Verschiedene unbestimmbare Organismen.

2. **Limacina helicina**, Omenak (Grönland).

Dinophysis, in Menge.
Diatomeen.
Einzellige Algen? von einer klaren Hülle umgeben.

3. **Limacina helicina**, Davis-Str.

Peridinien, in sehr grosser Anzahl.
Diatomeen.
Tintinnus sp., mehrere Exempl.
Einzellige Algen? wie in Nr. 2.

4. **Cleodora pyramidata**, 59° N. Br. 18° W. L.

Peridinium.
Dinophysis.
Glenodinium?
Coccosphaeren, in grosser Anzahl.
Schachtelförmige Diatomeen.
Tintinnus.

5. **Hyalaea trispinosa**, ohne Local. (jedenfalls von einem wärmeren Meere).

Globigerina.
Dictyocha.
Acanthometra.
Dorataspis, in zieml. Anzahl.
Ceratium.
Andere Cilioflagellaten.
Tintinnoiden.

6. **Cuvierina columnella**, 27° 40′ S. Br. 58° Ö. L.

Globigerina, viele Ex.
Pulvinulina,
Actinomma.
Acanthometra.
Amphilonche-Stacheln.
Dorataspis, mehrere Ex.
Cladopyxis.
Andere Cilioflagellaten.
Ueberrest eines Copepoden.

7. **Tiedemannia** sp., 20° 14′ S Br. 1° 4′ W. L. (sehr reichhaltiger Mageninhalt).

Globigerina, mehrere Ex.
Dictyocha, in Menge.
Acanthometra.
Andere Radiolarien, in zieml. Anzahl.
Cladopyxis.
Ceratium.
Andere Cilioflagellaten.
Coccosphaeren, in Menge.
Dictyocysta, sehr zahlreich.
Tintinnus, *acuminato* Clap.-Lachm. aff.
Andere Tintinnoiden.
Einzelne Ueberreste von Crustaceen.

Gänzlich verschieden ist das Resultat der Untersuchung des Mageninhaltes der Gymnosomen. In der Regel findet man gar nichts oder richtiger einen geringen unbestimmbaren Inhalt: der Magen scheint bei diesen Thieren eine ungemein grosse Verdauungskraft zu besitzen, so dass die aufgenommene Beute schnell verdaut wird. Wenn man aber ein grosses Material dieser Thiere durchgeht, bemerkt man einzelne Exemplare, deren ganzer Körper stark aufgeschwollen oder deren durchschimmernder Magen stark ausgedehnt erscheint. Solche habe ich nicht wenige untersucht — *Pneumodermon, Clione* — und als Inhalt immer ein oder zwei Exemplare grösserer Thecosomen gefunden. Letztere Thiere sind demnach vor der Hand als die Hauptnahrung jedenfalls der beiden genannten Gattungen aufzufassen. Merkwürdig war es dabei, dass die Schalen der aufgenommenen Thecosomen, jedenfalls der von Pneumodermen gefressenen spurlos verschwunden waren (ob von den in den Clionen befindlichen noch Spuren der Schalen vorhanden, habe ich mir leider nicht notirt, jedenfalls waren aber dieselben dann sehr unbedeutend), obgleich die Weichtheile recht gut conservirt und leicht bestimmbar waren. Da davon keine Rede sein kann, dass die Thiere die Schalen ihrer Beute mechanisch entfernen sollten, müssen wir annehmen, dass dieselben im Magen sehr schnell aufgelöst werden, was um so auffallender ist, weil die in den Pneumodermen gefundenen Thecosomen solche waren, welche mit einer starken Schale versehen sind. — Die Beute der Clionen war immer *Limacina helicina,* die der Pneumodermen grössere Hyalaeiden *(Hyalaea tridentata).*

Zur Bewältigung ihrer Beute sind diese Räuber mit einem grossen Apparat von Greifwerkzeugen ausgestattet, welche sämmtlich in der Mundhöhle ihren Platz haben. Letztere, welche sich mit einer medianen Spalte auf dem vorderen Ende des Körpers öffnet, ist meistens eine geräumige sackförmige Cavität, welche umgestülpt werden kann. Am hinteren Ende derselben findet sich eine kräftige Radula und ein Kiefer und fast immer zwei ausstülpbare, stachelbewaffnete Organe, die Hakensäckchen; weiter vorne meistens eine Anzahl von Saugnäpfen, welche gewöhnlich auf besonderen Fortsätzen, sogenannten Armen ihren Platz haben — oder (bei Clionen) eigenthümliche conische Warzen, welche ebenfalls als Fangapparate die-

nen. Mit dieser furchtbaren Ausrüstung gehen die Gymnosomen auf die Thecosomen und vielleicht auf andere friedfertige Thiere los, welche natürlich diesen saugnapf- und hakenbewaffneten Feinden als wehrlose Opfer fallen.

Die voranstehenden kurzen Mittheilungen sind der Hauptsache nach Bruchstücke einer kürzlich in dänischer Sprache erschienenen monographischen Arbeit[1]). Dieselben sind auf Wunsch meines verehrten Freundes, des Herausgebers dieser Jahrbücher, dem meine Studien bekannt waren, ausgearbeitet, und enthalten einige Ergebnisse jener Arbeit, welche von allgemeinerem Interesse sein dürften. Meine grössere Abhandlung enthält noch Verschiedenes, was ich gern an dieser Stelle mitgetheilt hätte, was jedoch nicht aus dem Zusammenhange des Ganzen losgerissen werden konnte.

1) Spolia Atlantica. Bidrag til Pteropodernes Morfologi og Systematik samt til Kundskaben om deres geografiske Udbredelse. *Avec un résumé en français.* In: Danske Videnskab. Selsk. Skrifter, 6. Raekke, naturvid. og mathem. Afd. 4. Bd. Nr. 1 p. 1—231, Tab. 1—8.

Tafel-Erklärung.

Tafel VIII.

Fig. 1. Schema der Lagerungs-Beziehungen des Darmcanals und der Geschlechtsorgane einer *Limacina* (gerade gerichtet und verkürzt), von der Ventralseite. Die Anhänge des Geschlechtsganges sind fortgelassen. — *f* hinterer Fussabschnitt, nach vorn geklappt; *v* rechte Flosse; *m* Kaumagen; *a* After; *o* Geschlechtsdrüse; *g* Geschlechtsöffnung; *t* tentakelartiger Anhang des Mantelrandes.

Fig. 2. Hypothetisches Zwischenstadium zwischen Limaciniden und Hyalaeiden, ebenfalls von der Ventralseite; der hintere Theil des Körpers ist um 90^0 gedreht.

Fig. 3. Schema derselben Theile wie in Fig. 1 bei einer *Cleodora*, von der Ventralseite; Buchstaben wie vorhin.

Fig. 4—6. Schemata von *Limacina*, von einem Zwischenstadium und von *Cleodora*, um das Verhältniss des Schalenmuskels zu illustriren, alles von der Bauchseite. Derselbe ist bei *Limacina* ventral, bei *Cleodora* dorsal (vergl. den Text). In Fig. 6 ist derjenige Theil, welcher vom Kaumagen, — welcher allein von den Eingeweiden mitgezeichnet wurde —, verdeckt ist, mit Punkten angedeutet; die rechte vordere Spange (vergl. den Text) ist nur in Contouren gezeichnet.

Fig. 7. Fuss mit den Flossen von *Limacina helicina*, von der Unterseite; *f* hinterer Fussabschnitt; *v* Flosse; *v'* vorderer Flossenlappen; *α* der Winkel des hinteren Fussabschnittes und der Flosse (für die übrigen griechischen Buchstaben vergl. den Text); *l* die rechte longitudinale Lippe.

Fig. 8. Vorderer Theil von *Pneumodermon peronii*, von der Bauchseite, um den Bau des Fusses zu zeigen; *m* Mundöffnung, *p* Oeffnung des eingestülpten Penis, *v* zusammengeschrumpfte Flosse; *f* Fuss; *l* lippenartiger Hautwulst des Fusses.

Fig. 9—15. Umriss des Fusses mit den Flossen verschiedener Thecosomen, von der Unterseite; der hintere Fussabschnitt (*f*) ist nach vorn geklappt; Buchstaben wie in Fig. 7.

Fig. 9. *Limacina helicina.*
„ 10. *Cleodora virgula.*
„ 11. ,, *striata.*
„ 12. ,, *subula.*
„ 13. ,, *pyramidata.*
„ 14. *Hyalaea trispinosa;* die Flosse etwas stärker als bei den übrigen contrahirt.
„ 15. *Hyalaea tridentata.*